

Effet d'une carence en chlore sur la germination, la croissance et la photosynthèse du cocotier

J.M. ESCHBACH (1), D. MASSIMINO (2) et A.M.R. MENDOZA (3)

Résumé. — L'effet bénéfique d'une bonne nutrition en chlore pour la croissance et la productivité du cocotier a déjà été démontré. La réponse la plus spectaculaire a été obtenue dans un essai de fumure avec ou sans chlore à la station de Davao de la Philippine Coconut Authority (PCA). Il était intéressant d'essayer de comprendre le mécanisme physiologique de l'effet du chlore. En raison de l'encombrement du cocotier adulte, les essais ont porté sur des plants élevés en serre à Montpellier et soumis ensuite à des mesures à Cadarache portant sur différents caractères. Ces plants provenaient de noix récoltées sur arbres carencés en chlore (objet KCl 0 de l'essai de la PCA) et bien alimentés (objet KCl 2). L'effet chlore est peu visible, soit parce que dans le jeune âge le plant vit sur les réserves de la noix (peu différent entre les objets KCl 0 et KCl 2), soit pour des raisons de mauvais développement végétatif dû aux difficiles conditions d'élevage en serre. Cette étude a cependant montré que le cocotier comme le palmier à huile présente toutes les caractéristiques d'une plante en C3 avec une vitesse de la photosynthèse nette faible, un point de compensation pour le CO_2 élevé, une nette sensibilité de la photorespiration à la concentration en O_2 , une photorespiration 3 à 4 fois plus grande que la respiration à l'obscurité. Des essais sur l'effet de la carence en chlore sur la balance ionique foliaire vont être entrepris en Côte-d'Ivoire en saison sèche, période où cette carence se manifeste le plus.

I. — INTRODUCTION

Le chlore est un élément indispensable au bon fonctionnement de la photosynthèse [Arnon, 1949]. Il empêche la photo-inactivation du photosystème II [Bove *et al.*, 1973] en facilitant les transports d'électrons des oxydants [Chenai, 1970 ; Heath, 1973].

L'existence d'une carence en chlore, tant au niveau de la croissance des jeunes cocotiers en pépinière qu'à celui de la production du cocotier adulte, a été amplement démontrée par l'I.R.H.O. [Ollagnier *et al.*, 1971, 1976] et par d'autres auteurs [von Uexkull, 1972 ; Magat *et al.*, 1975].

Des réponses spectaculaires ont été obtenues par le P.C.A. (Philippine Coconut Authority) à la station de Davao aux Philippines, où l'apport de 2 kg de KCl a doublé la production de coprah. En pépinière, la forme chlorure est plus favorable à la croissance que la forme sulfate.

Pour préciser le mécanisme physiologique de l'effet du chlore, on a fait germer des noix et élevé des plantules provenant de deux lots de semences récoltées sur les parcelles KCl 0 (très carencées en chlore) et les parcelles KCl 2 (bien alimentées en chlore) d'un essai de fertilisation conduit par le P.C.A. aux Philippines.

Les plants ont été élevés à Montpellier (France) sur solutions nutritives carencées, ou non, en chlore et ont été soumis à Cadarache à une série de mesures de croissance végétative, d'absorption des éléments minéraux par mesure de l'usure des solutions nutritives, d'activité photosynthétique, de respiration nocturne et de transpiration.

II. — GERMINATION

Les noix ont été repiquées dans une serre du GERDAT à Montpellier à raison de 20 noix pour chaque motif (KCl 0 et KCl 2).

Chaque noix était placée dans un seau de plastique de 20 litres, percé à la base d'un trou de drainage de 10 mm de diamètre et rempli de sable grossier de rivière à teneur nulle en chlore (Fig. 1). Les noix étaient arrosées matin et soir avec 1 litre d'eau permutée puis, 1,5 litre à l'aide d'un système d'irrigation lente. Après germination et débourage, les plantules ont été placées sur solutions nutritives.

Les observations montrent que le développement aérien des plants est comparable, mais le système racinaire est plus développé sur le motif KCl 2 (plus grosses racines, mieux orientées et groupées vers le bas). L'haustorium semblerait mieux développé sur les noix KCl 2 que sur les noix KCl 0 ; la différence la plus importante se situant au niveau des teneurs en Cl : 0,91 pour KCl 0 contre 2,04 pour KCl 2.

Début octobre, le pourcentage de germination était pratiquement identique pour les deux motifs. La figure 2 montre cependant que la germination a été plus précoce pour les noix KCl 2.

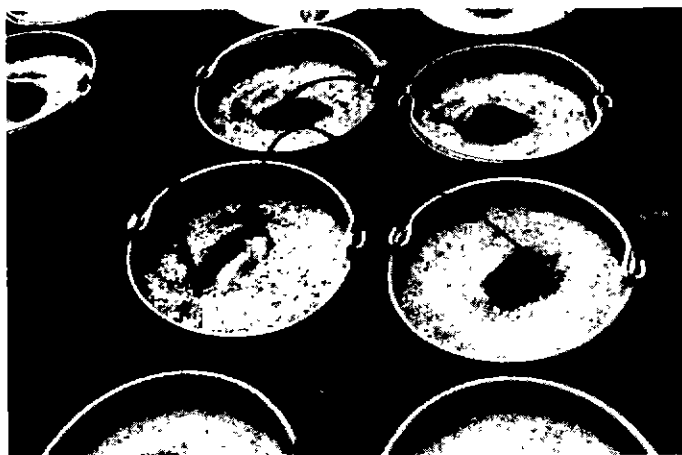


FIG. 1 — Détail du dispositif de germination des noix
(Details of lay-out in the nursery).

(1) Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux (I.R.H.O.) Station de La Mé, BP 13, Bingerville (Côte-d'Ivoire).

(2) Commissariat à l'Energie atomique de Cadarache. Service de Radio-agronomie, BP 1, 13115 St Paul-lez-Durance (France).

(3) Philippine Coconut Authority P.O. Box 3386, Manila (Philippines)

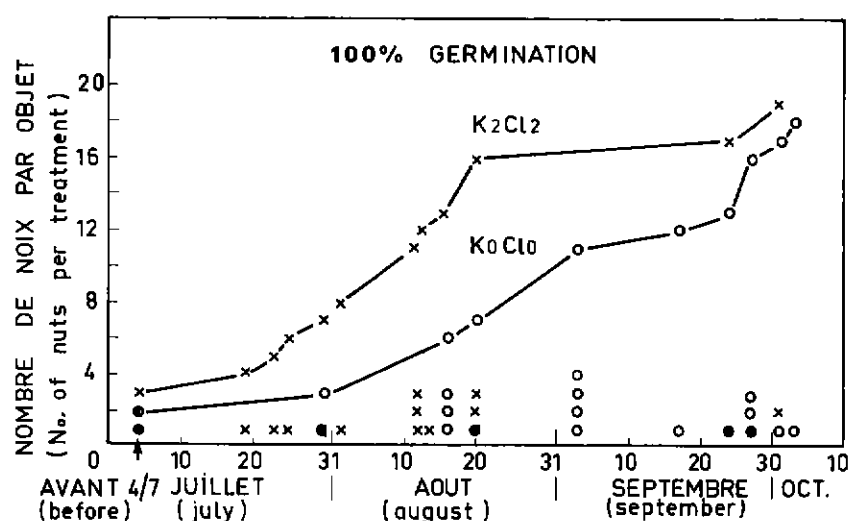


FIG. 2. — Germination des noix, courbes cumulées (*Germination of nuts, cumulative curves*)

	x		o	
noix germées (<i>nuts germinated</i>)	KCl 2	19	KCl 0	18
noix germées saines (<i>nuts germinated and healthy</i>)	KCL 2	18	KCl 0	17
noix pourries avant germination (<i>nuts rotten before germination</i>)		1		2

III. — ÉLEVAGE DES PLANTS SUR SOLUTIONS NUTRITIVES

1. — Dispositif.

Les 24 plants choisis ont été disposés en 3 groupes de 8 (4 KCl 0 et 4 KCl 2) sur des tables en cornières métalliques dans les serres du GERDAT à Montpellier.

Chaque plant était dans un seau de 20 litres (Fig. 3, A) muni d'un dispositif de vidange (B). Le plant était maintenu par sa noix qui était serrée par des tiges et écrous en acier inoxydable (C) entre une plaque couvercle (D) et une contre-plaque (E) en plastique. La plaque reposait sur les bords du seau, elle était percée de 3 trous permettant le passage du collet du plant, des solutions (F) et du tuyau d'air (G). Les orifices F et G étaient couverts pour éviter l'éclairement de la solution et le développement des algues. L'oxygénation de la solution s'effectuait par des pompes (H) et des diffuseurs d'aquarium (I).

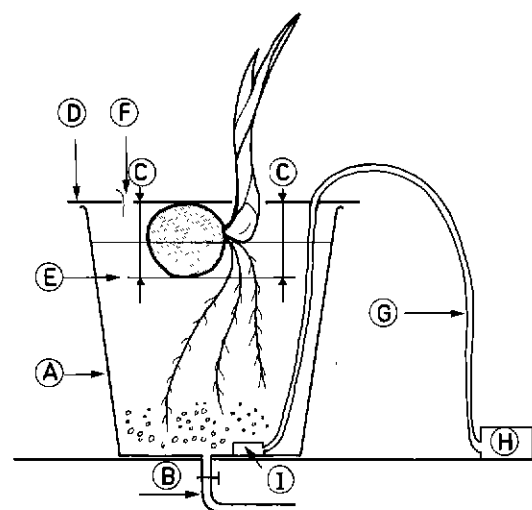


FIG. 3. — Dispositif d'un plant de cocotier en solution nutritive (*Lay-out of coconut plant on nutrient solution*).

2. — Conditions de milieu.

a) Climatologie.

Les plants ont reçu en serre la lumière et la photopériode du jour. Il n'y a pas eu d'éclairage d'appoint. Un fort ensoleillement ayant provoqué des brûlures du feuillage sur presque tous les plants, ils ont été ensuite ombrés.

Les moyennes des températures enregistrées par mois sont reprises dans le tableau I.

Les températures moyennes, maximales et minimales sont sensiblement celles de la zone de culture du cocotier. On a cependant observé quelques écarts importants avant mise en place d'un chauffage d'appoint. Un brumisateur d'air a permis d'obtenir une humidité de 60 à 70 p. 100.

b) Solutions nutritives.

Les compositions de base utilisées sont celles de l'essai Cl-S sur cocotiers élevés à La Mé en 1977 avec un renfor-

TABLEAU I

	Max.	Min.	Moyenne (Mean)
Sept.	38,5	15,5	27,2
Oct.	30,6	21,4	26,3
Nov.	34,2	19,1	26,9
Dec.	30,3	21,4	26,1
Jan.	30,3	23,4	27,1
Fév. (Feb.)	32,6	23,7	28,4
Mars (March)	34,9	23,0	29,2
Avril (April)	33,5	21,8	27,8
Mai (May)	33,9	21,6	28,0
Moyenne (Mean)	33,2	21,2	27,4

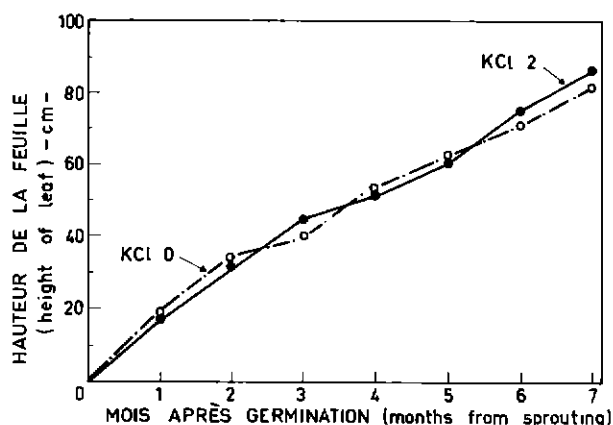


FIG. 4. — Croissance comparée des cocotiers en vase de culture (Compared growth of coconuts in pot culture). Moyenne des 12 plants/objet (Mean of 12 plants/treatment).

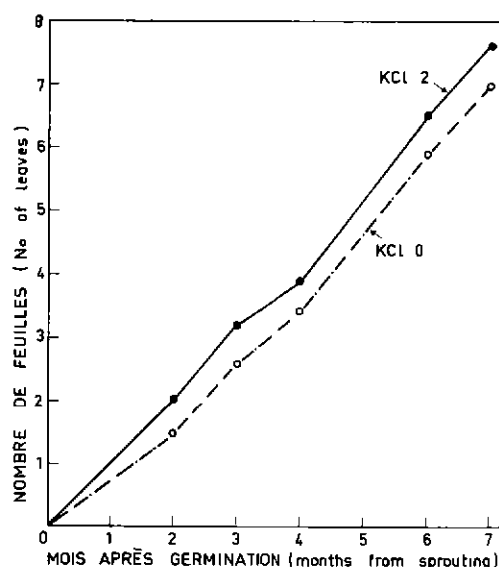


FIG. 5. — Croissance comparée des cocotiers en vase de culture (Compared growth of coconuts in pot culture). Moyenne des 12 plants/objet (Mean of 12 plants/treatment).

TABLEAU II. — Moyenne des consommations en mg d'élément/plant/jour

(Mean element consumption in mg/plant/day)

	N	P	K	Ca	Mg	Na	Cl
KCl 2	15,7	6,13	21,5	10,9	3,73	2,89	9,58
KCl 0	15,3	5,99	14,8	9,9	3,00	2,76	

cement de la nutrition en Cl, en N et en K [Dufour *et al.*, 1978].

Les solutions nutritives ont été renouvelées en moyenne tous les mois. Par suite de l'évapotranspiration assez rapide, les seaux ont été régulièrement complétés en eau permutee. L'absence de trace de chlore dans l'eau permutee servant aux préparations des solutions nutritives, et dans un seau Cl 0 sans plant, a été vérifiée périodiquement.

c) Traitement.

De fortes attaques d'acariens ont nécessité des pulvérisations bimensuelles d'acaricide non chloré.

3. — Observations.

a) Croissance des plants.

La figure 4 donne la croissance en hauteur des plants mesurés en cm, correspondant à la distance entre la plaque-couvercle et l'extrémité de la plus longue feuille amenée à la verticale du collet. Les deux motifs ont, au même âge, une croissance moyenne identique de 3,5 mm/jour.

Le nombre de feuilles vivantes ouvertes est indiqué dans la figure 5, il est sensiblement inférieur dans le cas de l'objet KCl 0.

b) Absorption des éléments minéraux.

A chaque renouvellement des solutions nutritives on a dosé N, P, K, Ca, Mg, Na et Cl dans chacune des 24 solutions nutritives épuisées (environ 1 200 analyses) (Tabl. II).

Les plants alimentés en Cl absorbent nettement plus de potassium et de magnésium et un peu plus de calcium et de sodium.

Les analyses minérales du coprah et de l'haustorium ont donné les résultats, repris dans le tableau III, sur 2 plants en p. 100 de matière sèche.

Les réserves en Cl de la noix ne sont pas sensiblement différentes pour les deux motifs.

Deux contrôles de la teneur en Cl des feuilles et pétioles ont eu lieu en décembre et mai. C'est surtout en mai que les différences entre les 2 traitements sont les plus nettes avec 5 fois plus de chlore dans la feuille et 2 fois plus dans le pétiole pour KCl 2 par rapport à KCl 0. Les teneurs en Cl (p. 100 de M.S.) du motif KCl 0 sont cependant loin d'être négligeables (feuilles rang 2 = 0,317 et pétiole = 1,168).

TABLEAU III

		Poids (Weight)		N	P	K	Ca	Mg	Cl	S	B
		frais (fresh) g	sec (dry) g								
Coprah (Copro)	KCl 0	276,9	184,4	1,41	0,15	0,72	0,02	0,12	0,177	0,10	2,3
	KCl 2	223,3	160,9	1,46	0,15	0,63	0,02	0,10	0,205	0,11	2,2
Haustorium	KCl 0	132,6	18,84	1,61	0,34	4,64	0,14	0,29	1,108	0,13	7,6
	KCl 2	115,6	17,53	1,41	0,43	5,02	0,23	0,34	2,082	0,15	10,0

IV. — ÉTUDES RÉALISÉES À CADARACHE

Les C2 3A (Chambres de Cultures Automatiques en Atmosphères Artificielles), mises au point par le Service de Radioagronomie du Commissariat à l'Énergie Nucléaire de Cadarache, permettent une mesure continue de la photosynthèse d'une plante entière [André *et al.*, 1979]. Cette technique d'observation non destructive a été utilisée pour suivre les variations du métabolisme du cocotier sous l'effet de la variation d'une alimentation en chlore, de la teneur en CO_2 , de la température, de la luminosité et d'une basse teneur en O_2 .

1. — Matériel et méthodes.

Les figures 6 et 7 montrent le dispositif utilisé. La cellule étanche (C) a pour dimensions $0,5 \times 1 \times 2$ mètres. L'éclairage est assuré par un arc électrique (1) d'intensité variable. Dans les conditions de l'essai, au centre de la cellule, la luminosité est de 28 000 lux, et la photopériode de 12/12 h, jour de 9 h à 21 h. La température et l'humidité sont régulées par un système de refroidissement (2) où l'air froid est à son point de rosée. Dans les conditions de l'essai, elles étaient respectivement de 22° C et 90 p. 100 la nuit, et de 30° C et 75 p. 100 le jour. La teneur en CO_2 est maintenue constante à 330 ppm grâce à des injections périodiques de CO_2 (3). L'apport d'eau ou d'éléments minéraux s'effectue par un tuyau souple (4). L'aération de la solution se fait par circuit fermé à l'aide d'une pompe (5) et d'un bulbeur d'aquarium (6) avec un débit réglé par un débit-mètre (7). L'absorption, ou le dégagement de CO_2 , sont mesurés 6 fois par heure par un analyseur à infrarouge (A). La transpiration est déterminée en recueillant quotidiennement le volume d'eau condensée à la base de la cellule (8), et la consommation en éléments nutritifs par des prélèvements effectués à l'aide d'un tuyau (4). L'analyse se fait par des méthodes colorimétriques standards (système Technicon). Un mini-ordinateur (O), modèle T 1600, permet de réguler photopériode, lumière, température, humidité, débit de CO_2 . Les opérations de régulation sont maintenues de façon régulière et comptabilisées. Les mesures et bilans sont archivés et accessibles sous forme de journal (I) ou sur écran (V).

2. — Évolution horaire de la photosynthèse et de la respiration.

La photosynthèse apparente atteint un régime quasi stationnaire au bout de 2 à 3 heures d'éclairement. La respiration nocturne est stable.

La figure 8 montre l'évolution horaire de ces deux paramètres calculés pour deux plants sur 30 jours (valeur horaire journalière = moyenne de 6 mesures). A partir de la mi-journée, la décroissance que l'on observe aussi chez d'autres espèces peut s'expliquer par une accumulation des produits de la photosynthèse.

La consommation moyenne de CO_2 est de 57,7 ml/h, soit 113 mg de CO_2 /h, avec une surface foliaire estimée de 76 dm². Dans les conditions de l'essai, les cocotiers ont une photosynthèse d'environ 1,5 mg CO_2 /dm²/h. Cette valeur est très faible comparée à celles d'autres plantes en C 3 où elle varie de 10 à 30 mg CO_2 /dm²/h [Zelitch, 1971 ; Black, 1973]. Elle est aussi plus faible que celle obtenue sur plantes de palmier : 5 mg CO_2 /dm²/h [Hirsch, 1974]. La respiration moyenne nocturne est de 20,2 ml/h, soit 40 mg de CO_2 /h ou 0,52 mg CO_2 /dm²/h. La respiration nocturne représente le tiers de la photosynthèse apparente.

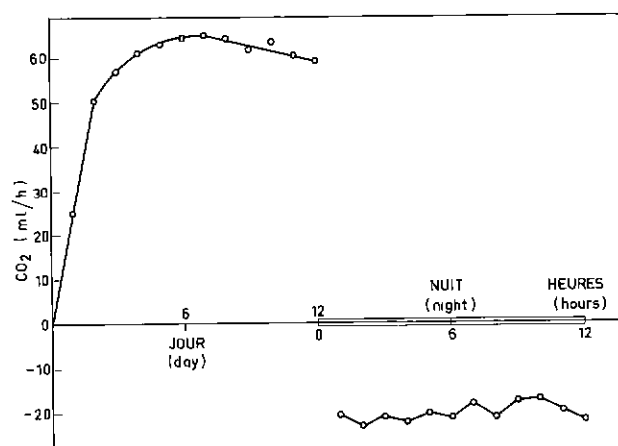


FIG. 8. — Evolution horaire de la photosynthèse et de la respiration (Hourly evolution of photosynthesis and respiration).

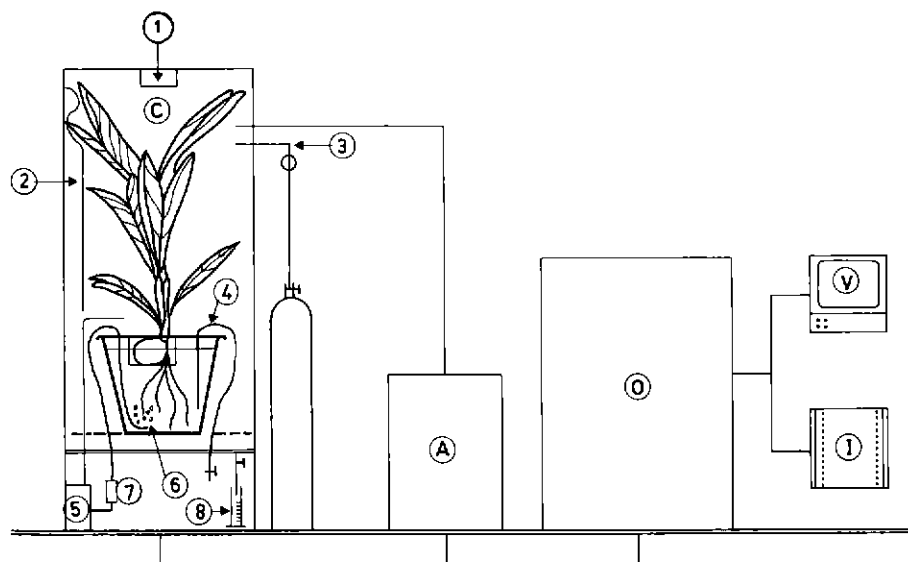


FIG. 6. — Schéma d'ensemble du dispositif (Diagram of lay-out) C2 3A.

FIG. 7. — Cellule de culture (The growth cham)

3. — Effet d'une réalimentation en chlore.

a) Photosynthèse, respiration et transpiration.

Deux plants (n°s 8 et 15) âgés de 9 mois, élevés sur solution nutritive sans chlore, ont été mis dans deux cellules identiques. Les fortes attaques d'acariens n'ayant pu être maîtrisées, ces plants présentaient une légère coloration jaunâtre. Ils ont été alimentés en Cl à des périodes déterminées.

La figure 9 montre l'évolution de la photosynthèse et de la respiration nocturne pour les 2 plants étudiés. On n'observe aucun effet du chlore sur l'activité photosynthétique et la respiration nocturne des cocotiers, ni d'effet du chlore sur l'intensité de la transpiration, qui est égale en moyenne à 350 ml d'eau par jour pour des cocotiers ayant un poids frais moyen de 1,16 kg. Les cocotiers transpirent en eau le 1/3 de leur poids frais.

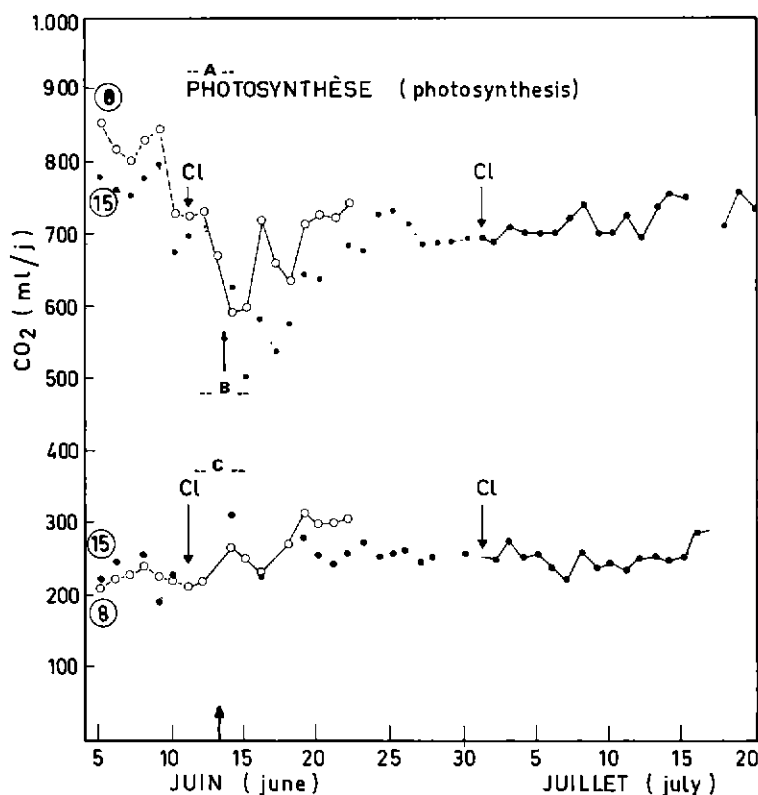


FIG 9. — Evolution journalière de la photosynthèse diurne et de la respiration nocturne sur plants de cocotiers carencés en chlore (KCl 0) et réalimentés en chlore aux jours marqués d'une flèche (Evolution of day-time photosynthesis and night respiration of coconut plants deficient in chlorine — KCl 0 —, and fed again with Cl on the days marked with an arrow (Cl →)).

B : Pannée-lumière (Light failure) ;

C : Transpiration = 350 ml/j (/day).



b) Composition minérale des plants.

A l'âge de 12 mois, le plant n° 15 a été disséqué, ainsi qu'un plant n° 22 resté sans alimentation chlorée. On a déterminé la teneur en éléments minéraux des différents organes. Le tableau IV permet de comparer les teneurs respectives en Cl.

La réalimentation en chlore provoque une forte augmentation des teneurs en Cl, comparativement au témoin. Les augmentations les plus fortes se situent au niveau des racines et des organes conducteurs (pétioles et rachis). La répartition du chlore dans les organes est différente pour les deux motifs (Tabl. V).

En fin d'essai, les deux motifs ont un poids frais et un poids sec relativement identiques. Par contre, les teneurs en Cl et la quantité totale de chlore sont doubles pour le motif alimenté en Cl (Tabl. VI).

c) Absorption des éléments minéraux.

Si on admet que les deux plants étaient comparables à l'origine, la quantité de chlore absorbée du 1/7 au 20/8 a été de 594 mg, soit environ 12 mg de chlore par jour.

Les dosages des solutions nutritives ont été effectués quotidiennement pour suivre l'évolution de la consommation en N, P, K et Cl et étudier l'effet d'une réalimentation en Cl sur l'absorption des éléments minéraux. Des prélèvements ont été effectués sur un plant avant et après la réalimentation en $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ (1mM). Comparativement au témoin, l'absorption du potassium semble freinée durant les 15 jours qui suivent la réalimentation. Les quantités d'azote et de phosphore absorbées sont les mêmes pour les 2 motifs.

De même que pour l'activité photosynthétique, la respiration nocturne ou la transpiration, on n'observe aucun effet bien net de la réalimentation en chlore sur l'absorption des éléments minéraux du cocotier dans les conditions de l'expérience.

4. — Etude de la photosynthèse en fonction des paramètres de l'environnement.

L'étude des réponses de la photosynthèse aux variations de la pression de CO_2 pour différencier les conditions de température, de lumière et de teneur en oxygène, a été menée à la fois sur un plant carencé (KCl 0) et sur un plant témoin (KCl 2). Les résultats sont remarquablement semblables et ceci confirme l'absence d'effet visible de la carence à ce stade. Pour simplifier la présentation, seuls les résultats concernant KCl 0 sont reportés ci-après.

a) Effet de la température sur la photosynthèse.

La température agit sur les processus photosynthétiques par l'action qu'elle exerce au niveau enzymatique. Dans les limites de températures étudiées (20 à 35° C) on ne remarque pas d'optimum (Fig. 10).

La photosynthèse est plus importante à 20° C qu'à 30° C. Au-delà, elle diminue fortement du fait, sans doute, d'une respiration plus importante. Cet effet de la température est d'autant plus surprenant que le cocotier est une plante tropicale et que pour le palmier à huile, Hirsch a trouvé un optimum à 30° C.

La figure 11 montre l'influence de la concentration en CO_2 sur l'activité photosynthétique à différentes tempéra-

TABLEAU IV

P. 100 M.S. (D.M.)	Flèche (<i>Spear</i>)	Feuilles (*) (<i>Leaves</i>)	Pétiole (<i>Stalk</i>) + rachis (*)	Bulbe (<i>Bulb</i>)	Racines (<i>Roots</i>)	Coque (<i>Shell</i>) + coprah (<i>Copra</i>)	Haustorium
Plant + Cl	0,88	0,38	0,73	0,59	0,65	0,03	1,92
Plant - Cl	0,30	0,21	0,23	0,27	0,15	0,05	1,59

(*) Moyenne de 8 feuilles (*mean for 8 leaves*).

TABLEAU V

P. 100 du total Cl dans le plant (<i>of total Cl in plant</i>)	Feuilles (<i>Leaves</i>)	Pétiole (<i>Stalk</i>) + rachis	Bulbe (<i>Bulb</i>)	Racines (<i>Roots</i>)	Coque (<i>Shell</i>) + coprah (<i>copra</i>)	Haustorium
Motif + Cl	25,8	27,7	2,3	18,2	3,6	22,5
(<i>Plant</i>) - Cl	21,3	12,5	5,4	9,2	12,5	39,0

TABLEAU VI

	Poids frais (<i>Fresh weight</i>) (g)	Poids sec (<i>Dry weight</i>) (g)	Cl (p. 100 s/M.S. (/D.M.))	Cl (g)
Motif + Cl	1 130	314	0,37	1,166
(<i>Plant</i>) - Cl	1 027	288	0,20	0,572

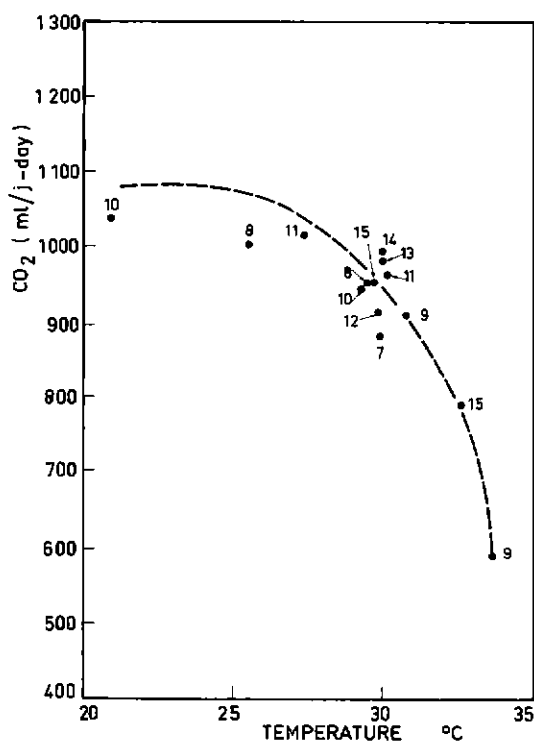
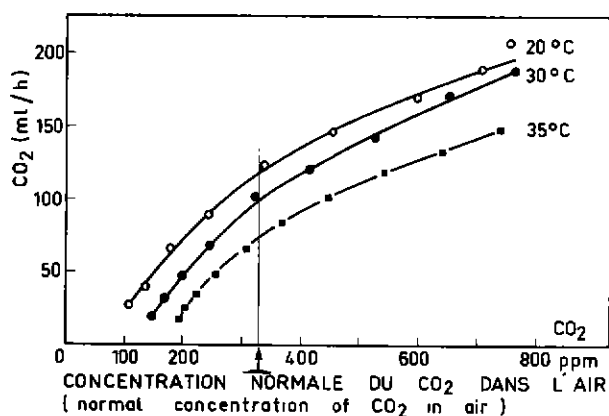


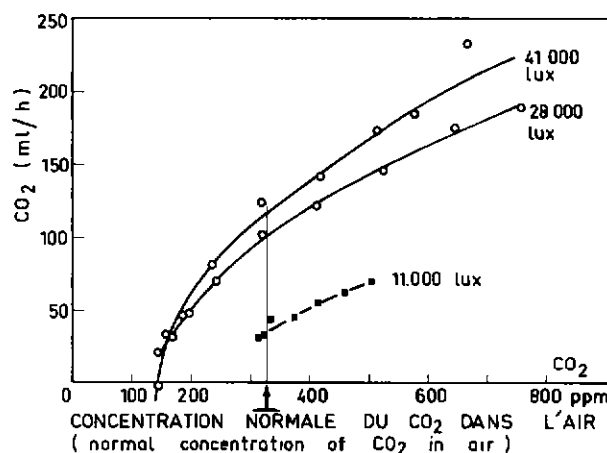
FIG. 10. — Température et photosynthèse (Temperature and photosynthesis).

FIG. 11. — Influence de la température à différentes concentrations de CO₂ sur l'activité photosynthétique des cocotiers (Influence of temperature at different concentrations of CO₂ on photosynthetic activity of coconuts).

tures. A 30° C, le point de compensation pour la teneur en CO₂ est compris entre 100 et 200 ppm, valeurs assez fortes. Pour des plantules de palmier à huile, il est compris entre 80 et 100 ppm à 28° C.

b) Effet de la luminosité sur la photosynthèse.

La photosynthèse augmente avec l'intensité lumineuse. A l'obscurité, la respiration est d'environ 20 ml CO₂/h. Le point de compensation pour la lumière se situe aux alentours de 4 à 5 000 lux à 30° C. Bien que, dans les limites de l'essai, le plateau de saturation n'ait pas été atteint, celui-ci semble se situer entre 40 et 60 000 lux, valeurs atteintes pour les arbres des régions tempérées. La figure 12 montre l'influence de la concentration de CO₂ sur l'activité photosynthétique à différentes luminosités. L'augmentation relative de photosynthèse avec la concen-

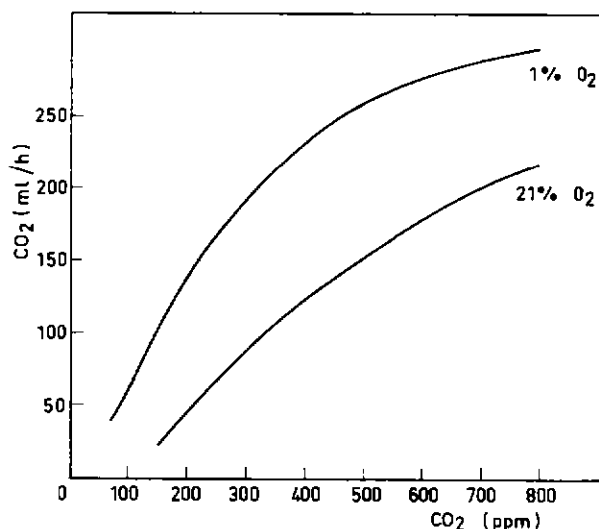
FIG. 12. — Influence de la luminosité à différentes concentrations de CO₂ sur l'activité photosynthétique des cocotiers (Influence of light at different concentrations of CO₂ on photosynthetic activity of coconuts).

tration en CO₂ dans l'air est d'autant plus importante que la luminosité est plus faible.

c) Effet de la teneur en O₂ de l'air.

La photosynthèse étant d'autant plus grande que la concentration d'oxygène est plus faible, la valeur de l'augmentation de la photosynthèse apparente dans une atmosphère pauvre en O₂ (effet Warburg) est une mesure approchée de la photorespiration [Moyse, 1975]. C'est une estimation par défaut si l'on considère, d'après les mesures faites par Calvin *et al.* [1980] et Gerbaud et André [1980], que l'effet Warburg n'est que la moitié de la photorespiration mesurée par la consommation d'oxygène, elle-même de l'ordre de 100 p. 100 de la photosynthèse apparente pour les plantes C3 étudiées.

La figure 13 montre l'augmentation de photosynthèse apparente en fonction de la concentration en CO₂ pour des teneurs normales (21 p. 100) et faibles (1 à 2 p. 100) en O₂. L'effet Warburg pour 330 ppm est très important, de l'ordre de 110 p. 100. Par comparaison avec les résultats cités plus haut la photorespiration en oxygène serait de

FIG. 13. — Influence de l'oxygène à différentes concentrations de CO₂ sur l'activité photosynthétique des cocotiers (Influence of oxygen at different concentrations of CO₂ on photosynthetic activity of coconuts).

l'ordre de 200 p. 100 de la photosynthèse apparente. Cette estimation est cohérente avec le point de compensation élevé et surtout avec l'allure des courbes (Fig. 11, 12, 13) de réponse à la concentration au CO_2 qui, à 800 ppm, sont encore loin de la saturation.

La forte photorespiration est également à mettre en relation avec la photosynthèse peu active, à la faible efficacité de l'eau notée plus haut, et avec la réponse décroissante de la photosynthèse à l'augmentation de température, la photorespiration étant stimulée rapidement par cette dernière (Osmond *et al.*, 1980).

Une première explication pourrait mettre en cause le mode de culture ou l'attaque d'acariens. Les effets apparents de cette dernière étaient très différenciés sur les deux plantes étudiées, alors que les réponses de la photosynthèse, notamment à l'oxygène, étaient remarquablement similaires (cf. rapport interne I.R.H.O.), ce qui tendrait à éliminer cette hypothèse.

Si l'on se place du point de vue évolutif, la photorespiration serait une relique fonctionnelle du monde végétal, les plantes de type C4 ayant réussi à s'en débarrasser [Moïse, 1975]. A cet égard le cocotier serait une plante C3 peu évoluée.

CONCLUSION

Le but premier de cette étude était de déterminer l'influence d'une alimentation en chlore sur différents paramètres physiologiques d'un jeune cocotier.

Durant les 15 premiers jours, suivant l'alimentation en chlore d'un cocotier, on n'observe pas d'effet sensible de la levée de carence sur les taux de photosynthèse nette, la respiration, la transpiration et l'absorption des autres élé-

ments minéraux par rapport à un plant témoin non alimenté en chlore.

Deux causes principales peuvent être attribuées à cette absence d'effet :

1 — les réserves de la noix, même issue d'arbres carencés en chlore, sont suffisamment abondantes pour qu'aucune carence ne se manifeste à cet âge (teneurs foliaires voisines de 0,2 p. 100). C'est en effet pour des teneurs en Cl des feuilles inférieures à 0,1 p. 100 (1 000 ppm) que des réponses au chlore sont enregistrées en pépinière ou en champ, en Côte-d'Ivoire et aux Philippines.

Malgré les précautions prises, il n'a donc pas été possible d'inclure dans les plants témoins (sans Cl) des teneurs aussi faibles que celles observées dans la nature, dans des situations carencées (500 à 800 ppm). Pour mettre en évidence un effet du chlore, il faudrait soit travailler sur des plants âgés (problèmes d'encombrement), soit étudier, sinon la photosynthèse, du moins la réaction de Hill sur feuilles de cocotiers adultes carencés ;

2 — le mauvais développement végétatif, dû aux difficiles conditions d'élevage en serre en zone tempérée et aux attaques non maîtrisées d'acariens, a pu masquer l'effet bénéfique d'une réalimentation en chlore.

Cette étude n'a cependant pas été inutile car elle a permis d'étudier les paramètres photosynthétiques du cocotier. Le cocotier présente, comme le palmier à huile, toutes les caractéristiques d'une plante en C3 peu évoluée : vitesse de la photosynthèse nette, faible, point de compensation pour le CO_2 élevé, nette sensibilité de la photosynthèse à la concentration en O_2 , photorespiration très élevée, probablement beaucoup plus importante que la photosynthèse apparente.

La baisse d'activité photosynthétique observée pour des températures supérieures à 25° C est intéressante et mérite confirmation.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ANDRÉ M., DAGUENET A., MASSIMINO D., VIVOLI J. P., RICHAUD C. (1979 a). — Le Laboratoire C2 3A. Un outil au service de la physiologie de la plante entière. I. — Les chambres de culture et les systèmes de mesures associés. *Ann. agron.*, **30**, (2), p. 139-151.
- [2] ANDRÉ M., DAGUENET A., MASSIMINO J., MASSIMINO D., RICHAUD C. (1979 b). Le laboratoire C2 3A. Un outil au service de la physiologie de la plante entière. II. — Possibilités de la mini-informatique et premiers résultats. *Ann. agron.*, **30**, (2), p. 153-166.
- [3] ARNON D. I., WHATLEY F. R. (1949). — Is chloride a coenzyme of photosynthesis? *Science*, **110**, p. 554-556.
- [4] BLACK C. C. (1973). — Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. *Annual Rev. Plant Physiol.*, **24**, p. 253-286.
- [5] BOVE J. M., BOVE C., WHATLEY F. R., ARNON D. I. (1963). — Chloride requirement for oxygen evolution in photosynthesis. *Z. Naturforsch. B.*, **18**, p. 683.
- [6] CANVIN D. T., BERRY J. A., BADGER M. R., FOCK H., OSMOND C. B. (1980). — Oxygen exchange in leaves in the light. *Plant Physiol.*, **66**, p. 302-307.
- [7] CHENIAE G. M. (1970). — Photosystem II and O_2 evolution. *Annual Rev. Plant Physiol.*, **21**, p. 467-498.
- [8] DUFOUR F., QUENCEZ P., SCHMITT G. (1978). — Techniques de culture en solutions nutritives du palmier à huile et du cocotier (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **33**, N° 10, p. 485-490.
- [9] GERBAUT A., ANDRÉ M. (1980). — Effect of CO_2 , O_2 and light on photosynthesis and photorespiration in wheat. *Plant Physiol.*, **66**, p. 1032-1036.
- [10] HEATH R. I. (1973). — *Int. Rev. Cytol.*, **34**, 49.
- [11] HIRSCH P. J. (1974). — Etudes préliminaires sur la photosynthèse du palmier à huile. *Mémoire de D.E.A.*, Paris VII, photocopié 22 p.
- [12] MAGAT S. S., CADIGAL V. L., HASANA J. A. (1975). — Yield improvement of coconut in elevated inland area of Davao (Philippines) by KCl fertilisation. *Oléagineux*, **30**, N° 10, p. 413-418.
- [13] MOÏSE A. (1975). — La photorespiration. In: *Photosynthèse et production végétale*, Costes C. Gauthier-Villars Bordas p. 127-146.
- [14] OLLAGNIER M., OCHS R. (1971). — La nutrition en chlore du palmier à huile et du cocotier. *Oléagineux*, **26**, N° 6, p. 367-372.
- [15] OLLAGNIER M., OCHS R., DANIEL C. (1976). — L'alimentation en chlore du palmier à huile et du cocotier. *Doc. I.R.H.O.* N° 1297 bis, décembre 1976.
- [16] OSMOND C. B., BJORKMAN O., ANDERSON D. J. (1980). — *Physiological process in plant Ecology*. Springer-Verlag ed., Berlin (R.F.A.).
- [17] VON UEXKULL H. R. (1972). — Réponse du cocotier au chlorure de potassium aux Philippines. *Oléagineux*, **27**, N° 1, p. 13-19.
- [18] ZELITCH I. (1971). — *Photosynthesis, photorespiration and plant productivity*. Academic Press New York, Londres, 347 p.

SUMMARY

Effect of a chlorine deficiency on the germination, growth and photosynthesis of coconut.

J. M. ESCHBACH, D. MASSIMINO, A. M. R. MENDOZA, *Oléagineux*, 1982, 37, n° 3, p. 115-125.

The beneficial effect of good chlorine nutrition on the growth and yield of coconut has already been demonstrated. The most spectacular response was obtained in a fertilizer trial with or without chlorine on the Davao station of the Philippine Coconut Authority (PCA). It was considered that it would be interesting to try and find out the physiological mechanism of the chlorine effect. Because of the bulk of adult coconuts, trials were conducted on plants raised in a glasshouse in Montpellier and different characters of which were afterwards measured at Cadarache. The plants came from nuts harvested on trees either deficient in Cl (treatment KCl 0 in the PCA trial) or well provided with this element (treatment KCl 2). The effect of Cl was not very visible, either because when they start life the plants live on the reserves in the nut (which did not differ very much between treatments KCl 0 and KCl 2), or else because of poor vegetative development due the difficult conditions of glasshouse growing. Nevertheless, this study showed that the coconut, like the oil palm, has all the characteristics of a plant in C3, with a low net photosynthesis rate, a high compensation point for CO₂, marked sensitivity of photorespiration to O₂ concentration, and photorespiration 3 or 4 times greater than night respiration. Trials studying the effect of Cl deficiency on leaf ionic balance are to be undertaken in the Ivory Coast in the dry season, a period when this deficiency manifests itself most strongly.

RESUMEN

Efecto de una carencia de cloro en la germinación, el crecimiento y la fotosíntesis del cocotero.

J. M. ESCHBACH, D. MASSIMINO y A. M. R. MENDOZA, *Oléagineux*, 1982, 37, n° 3, p. 115-125.

Ya se demostró el efecto benéfico de una buena nutrición de cloro en el crecimiento y la productividad del cocotero. La respuesta más espectacular ha sido lograda en una prueba de fertilización con cloro o sin él en la estación de Davao del Philippines Coconut Authority (P.C.A.). Era interesante tratar de comprender el mecanismo fisiológico del efecto del cloro. Debido al lugar ocupado por los cocoteros adultos, los ensayos se hicieron en plantones criados en invernadero en Montpellier, en los que luego se hizo medidas en Cadarache sobre los diversos caracteres. Estos plantones procedían de nueces cosechadas en árboles con carencia de cloro (objeto KCl 0 del ensayo del PCA) y bien alimentados (objeto KCl 2). El efecto del cloro es poco visible, bien sea porque en su edad joven el plantón vive de las reservas de la nuez (que son poco diferentes entre los objetos KCl 0 y KCl 2), o debido al desarrollo vegetativo malo como consecuencia de las condiciones de cría en invernadero que son difíciles. Sin embargo este estudio mostró que el cocotero como la palma africana presentan todas las características de una planta en C₃, con una velocidad de la fotosíntesis nítida reducida, un punto de compensación para el CO₂ alto, una sensibilidad nítida de la fotorespiración a la concentración de O₂, una fotorespiración 3 a 4 veces mayor que la respiración en la oscuridad. Se va a iniciar en Costa de Marfil ensayos sobre el efecto de la carencia de cloro en la balanza iónica foliar durante la estación seca, que es cuando esta carencia se manifiesta más.

Effect of a chlorine deficiency on the germination, growth and photosynthesis of coconut

J.M. ESCHBACH (1), D. MASSIMINO (2), A.M.R. MENDOZA (3)

I. — INTRODUCTION

Chlorine is an element indispensable to the satisfactory functioning of photosynthesis [Arnon, 1949]. It prevents the photo-inactivation of photosystem II [Bove *et al.*, 1973] by facilitating the transport of electrons of the oxidants [Cheniae, 1970; Heath 1973].

The existence of an effect of chlorine deficiency on both the growth of young coconuts in the nursery and the yield of mature ones has been amply demonstrated by the I.R.H.O. [Ollagnier *et al.*, 1971, 1976], as well as by other authors [Von Uexkull, 1972; Magat *et al.*, 1975].

Spectacular responses have been obtained by the Philippine Coconut Authority (P.C.A.) on the Davao Station in the Philippines, where the application of 2 kg KCl has doubled copra production. In the nursery the chloride form is more favourable to growth than the sulphate.

To determine the physiological mechanism of the chlorine effect, nuts were germinated and seedlings raised from two lots of seed-nuts harvested on KCl 0 plots (very deficient in chlorine) and KCl 2 plots (well fed in Cl) from a fertilizer trial conducted by the P.C.A. in the Philippines.

The seedlings were grown in Montpellier (France) on nutrient solutions with and without chlorine, and were submitted at Cadarache to a series of measurements of vegetative growth, absorption of mineral elements per unit of nutrient solution taken up, photosynthetic activity, night respiration and transpiration.

II. — GERMINATION

The nuts were pricked out in a GERDAT glasshouse in Montpellier at the rate of 20 for each treatment (KCl 0 and KCl 2).

Each nut was placed in a 20-litre plastic bucket with a drainage hole 10 mm in diameter pierced in the bottom, filled with coarse river sand of nul Cl content (Fig. 1). They were watered morning and evening with 1 l of softened water, then with 1.5 l by means of a slow irrigation system. After germination and dehusking the seedlings were placed on nutrient solutions.

Observations showed that the aerial development of the plants was comparable, but that the root system was better developed on the KCl 2 treatment (bigger roots, better orientated and grouped downwards). The haustorium seemed better developed on the KCl 2 nuts than on the KCl 0 ones; the biggest difference being in the Cl levels: 0.91 for KCl 0 against 2.04 for KCl 2).

At the beginning of October the p. 100 germination was practically identical for the nuts from both treatments. However, Figure 2 shows that sprouting was earlier in the KCl 2 nuts.

(1) Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux (I.R.H.O.). La Me Station, BP 13, Bingerville (Ivory Coast).

(2) AEC (Atomic Energy Commissariat, Cadarache. Radio-agronomy Service), BP 1 - 13115 St. Paul-lez-Durance (France).

(3) Philippine Coconut Authority. P.O. Box 3386, Manila (Philippines).

III. — GROWING THE PLANTS ON NUTRIENT SOLUTIONS

1. — Lay-out.

The 24 plants chosen were laid out in 3 groups of 8 (4 Cl 0 and 4 Cl 2) on 3 angle-iron tables in the GERDAT glass-houses in Montpellier.

Each plant was in a 20-l bucket (Fig. 3, A), fitted with a drain (B). It was held up by its nut, which was clamped by stainless steel nuts and bolts (C) between a cover-plate (D) and a plastic anchor-plate (E). The cover rested on the rim of the bucket, and 3 holes were cut in it to allow the passage of the plant's collar, the solutions (F) and the air pipe (G). Holes F and G were covered to stop light getting to the solution and prevent algae developing. The solution was oxygenated by a pump (H) and aquarium diffusers (I).

2. — Environmental conditions.

a) Climate.

In the glasshouse the plants received daylight during the daily photoperiod. There was no added lighting. As strong sunshine caused leaf burns on nearly all the plants, they were shaded after that.

The mean monthly temperatures recorded were in table I.

The mean, maximum and minimum temperatures were very much the same as those of the coconut growing zone. However, we did note a few large deviations before supplementary heating was installed. A moisture vaporizer was used to keep humidity up to 60-70 p. 100.

b) Nutrient solutions.

The basic compounds used were those of the Cl-S trial on coconut set up in 1977 at La Me, with reinforcement of the Cl, N and K nutrition [Dufour *et al.*, 1978].

The nutrient solutions were renewed every month on an average. Periodical checks were made to see if there was any trace of chlorine in the softened water used for preparing the nutrient solutions and in a Cl 0 control bucket without a plant.

c) Treatment.

Heavy mite attacks made it necessary to spray fortnightly with a chlorine-free acaricide.

3. — Observations.

a) Growth of the plants.

Figure 4 shows the vertical growth of the plants in cm, measured from the cover plate to the tip of the longest leaf held straight up above the collar. At the same age, both treatments have exactly the same average growth of 3.5 mm/day.

The number of living unfurled leaves is given in Figure 5; it is noticeably less in treatment KCl 0.

b) Absorption of mineral elements.

Each time the nutrient solutions were renewed, N, P, K, Ca, Mg, Na and Cl were analysed in each of the 24 exhausted solutions (about 1 200 analyses) (Table II).

The plants fed with Cl absorbed distinctly more potassium and magnesium, a little more calcium and sodium.

Mineral analyses of the copra and haustorium gave the results on 2 plants (in p. 100 dry matter) in table III.

The Cl reserves of the nut were appreciably the same in both treatments.

Two checks of the Cl level in the leaves and leaf stalks were made in December and May. It was in May that the differences between the two treatments were most marked, with 5 times more Cl in the leaf and twice as much in the leaf stalk in KCl 2 compared to KCl 0, although the levels (p. 100 D.M.) in the latter are far from negligible (Leaf rank 2 = 0.317, stalk = 1.168).

IV. — STUDIES MADE AT CADARACHE

The C2 3A (automatic growth chambers under artificial atmosphere), developed by the Radioagronomy Service at the A.E.C. at Cadarache, allow the continuous measurement, day

and night, of the photosynthesis of a whole plant [André *et al.*, 1979]. This non-destructive observation technique was used to follow variations in the metabolism of the coconut under the effect of a change in the chlorine nutrition, of the CO₂ level, of temperature, of light and of a low O₂ level.

1. — Material and methods.

Figures 6 and 7 show the lay-out used. The dimensions of the air-tight cell (C) are 0.5 × 1 × 2 m. Lighting was by an electric arc-lamp (1) of variable intensity. In the conditions of the trial, the luminosity in the centre of the cell was 28,000 lux, and the photoperiod 12/12 hours, with the day from 9 a.m. to 9 p.m. Temperature and humidity were regulated by a cooling system (2) where the cold air is at its dew point; respectively, they were 22 °C and 90 p. 100 at night and 30 °C and 75 p. 100 during the day. The CO₂ level was kept constant at 330 ppm thanks to periodical injections of CO₂ (3). The input of water or mineral elements was through a flexible tube (4). The solution was aerated in closed circuit by means of a pump (5) and an aquarium bubbler (6) at a debit regulated by a flow-meter (7). Absorption or release of CO₂ was measured 6 times an hour by an infra-red analyser (A). Transpiration was measured by collecting all the condensed water at the base of the cell every day (8), and consumption of nutrient elements by taking samples with the aid of a tube (4). Analysis was made by standard colorimetric methods (Technicon system). A mini-computer (9), model T 1600, regulated the photoperiod, light, temperature, humidity and the CO₂ flow. The regulating operations were maintained continuously and recorded. Measurements and balances are entered and are accessible in log form (1) or on a screen (V).

2. — Hourly evolution of photosynthesis and respiration.

Apparent photosynthesis reaches a virtually stable rhythm after 2 or 3 hours of lighting. Night respiration is stable.

Figure 8 shows the hourly development of these two parameters calculated for 2 plants over 30 days (daily hourly value = mean of 6 measurements). The decrease from mid-day onwards, also observed in other species, may be explained by the accumulation of photosynthetic products.

The average consumption of CO₂ is 57.7 ml/h, or 113 mg of CO₂/h with a leaf surface estimated at 76 dm². In the conditions of the trial the coconuts have a photosynthesis of about 1.5 mg CO₂/dm²/h. This is a very low value compared to other plants in C3, where it varies from 10 to 30 mg CO₂/dm²/h [Zelitch, 1971; Black, 1973]. It is also lower than that obtained on oil palm seedlings: 5 mg CO₂/dm²/h [Hirsch, 1974]. Mean night respiration is 20.2 ml/h, or 40 mg of CO₂/h or 0.52 mg CO₂/dm²/h; it represents one third of apparent photosynthesis.

3. — Effect of renewed chlorine feeding.

a) Photosynthesis, respiration and transpiration.

Two plants aged 9 months, Nos. 8 and 15, grown on a chlorine-free nutrient solution, were placed in two identical cells. As it had been impossible to master heavy mite attacks, the plants had a slightly yellowish colouring. One was fed with Cl at fixed periods.

Figure 9 shows the evolution of photosynthesis and night respiration for the two plants studied. No effect of chlorine is observed either on photosynthetic activity and night respiration, or on the intensity of transpiration, which is equal on an average to 350 ml of water/day for coconuts with a mean fresh weight of 1.16 kg. The water transpired by the plants is equal to one third of their fresh weight.

b) Mineral composition of plants.

When 12 months old plant No. 15, together with plant No. 22 which had remained without Cl nutrition, were dissected. The mineral element content of the different organs was determined. The table IV allows the comparison of the respective Cl levels.

Renewed Cl feeding leads to a very large rise in the Cl levels compared to the control. The biggest increases occur in the roots and the conducting organs (leaf stalks and rachis). The distribution of chlorine in the organs is different in each plant (Table V).

At the end of the trial, both treatments have a relatively similar fresh and dry weight. On the other hand, the Cl levels and the total amount of chlorine are double in the one receiving Cl (Table VI).

c) Absorption of mineral elements.

If it is admitted that both plants were comparable to start with the quantity of chlorine absorbed from 1st. July to 20 th. August was 594 mg, or about 12 mg/day.

The nutrient solutions were analysed daily to follow the development of N, P, K and Cl consumption and to study the effect of renewal of Cl feeding on the absorption of other mineral elements. Samples were taken on one plant before and after the start of $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ (1 mM) nutrition. Compared to the control, potassium absorption seems to be slowed down during the fortnight following renewal of Cl nutrition. The quantities of N and P absorbed are the same for both treatments.

As for photosynthetic activity, night respiration or transpiration, no very marked effect of renewed Cl feeding is observed in the absorption of mineral elements by the coconut in the conditions of the trial.

4. — Study of photosynthesis in function of environmental parameters.

The study of responses of photosynthesis to variations in CO_2 pressure to differentiate the conditions of temperature, light and oxygen content was carried out both on a deficient plant (KCl 0) and a control (KCl 2). The results are remarkably similar and this confirms the absence of a visible effect of the deficiency at this stage. To simplify the presentation, only the results for KCl 0 are reported here.

a) Effect of temperature on photosynthesis.

Temperature affects the photosynthetic process by its action at enzymatic level. Within the limits of the temperatures studied (20-35 °C), no optimum is found (Fig. 10).

Photosynthesis is greater at 20 °C than at 30 °C. Above that, it drops off sharply, no doubt because of increased respiration. This effect of temperature is all the more surprising in that the coconut is a tropical plant, and for oil palm Hirsch found an optimum at 30 °C.

Figure 11 shows the influence of CO_2 concentration on photosynthetic activity at different temperatures. At 30 °C the compensation point for the CO_2 level is between 100 and 200 ppm, fairly high values. With oil palm seedlings, it is between 80 and 100 ppm at 28 °C.

b) Effect of light on photosynthesis.

Photosynthesis increases with intense light. In the dark, respiration is about 20 ml CO_2 /h. The compensation point for light is about 4-5,000 lux at 30 °C. Although within the limits of the trial the saturation level was not reached, it would seem to be between 40,000 and 50,000 lux, values reached for trees in temperate climates. Figure 12 shows the influence of the CO_2 concentration on photosynthetic activity at different luminosities. The relative increase in photosynthesis, the value of the increase of apparent photosynthesis with the CO_2 concentration in the air is all the greater in that the light is weaker.

c) Effect of the O_2 content of the air.

As the lower the oxygen concentration the greater the photosynthesis in an atmosphere poor in O_2 (Warburg effect) is an approximate measure of photorespiration [Moyse, 1975]. It is an estimate by default if it is considered, according to the measurements made by Calvin *et al.* [1980] and Gerbaud and André

[1980] that the Warburg effect is only that half of photorespiration which is measured by oxygen consumption, itself about 100 p. 100 of apparent photosynthesis for the C 3 plants studied.

Figure 13 shows the increase in apparent photosynthesis in function of the concentration in CO_2 for normal (21 p. 100) and low (1-2 p. 100) contents. The Warburg effect for 330 ppm is very great, about 110 p. 100. By comparison with the results cited above, photorespiration in oxygen would be about 200 p. 100 of apparent photosynthesis. This estimate is coherent with the high compensation point, and above all with the trend of the curves (Figs. 11, 12, 13) of the response to CO_2 concentration which, at 800 ppm, are still far from saturation.

The strong photorespiration is also to be compared to the not very active photosynthesis, to the meagre effectiveness of the water noted above, and to the decreasing response of photosynthesis to an increase in temperature, photorespiration being stimulated rapidly by the latter [Osmond *et al.*, 1980].

A first explication could implicate the mode of culture or the mite attack. The apparent effects of the latter were very different in each of the two plants studied, whereas the responses of photosynthesis, notably to oxygen, were remarkably similar (see I.R.H.O. internal report), which would tend to eliminate this hypothesis.

From the evolutionary point of view, photorespiration may be a functional relic of the plant world, plants of C 4 type having succeeded in ridding themselves of it [Moyse, 1975]. In this respect, the coconut would be a C 3 plant which has evolved very little.

CONCLUSION

The prime aim of this study was to determine the influence of Cl nutrition on different physiological parameters of a young coconut.

In the first fortnight after the start of chlorine nutrition, there is no appreciable effect of the ending of the deficiency on the rates of net photosynthesis, respiration, transpiration and absorption of other mineral elements compared to a control plant given no Cl.

Two main causes can be found for this absence of effect :

1. — the reserves in the nut, even when it came from a tree deficient in Cl, are sufficiently abundant to ward off a deficiency at this age (leaf levels close to 0.2 p. 100) ; indeed, it is when the Cl levels in the leaves are below 0.1 p. 100 (1000 ppm) that responses to that element are obtained in the nursery of field in the Ivory Coast and the Philippines.

In spite of the precautions taken, it was therefore impossible to include amongst the control plants (without Cl) one with levels as low as those observed in nature in deficient situations (500 - 800 ppm). To demonstrate an effect of chlorine it is necessary either to work on old plants (but their bulk poses a problem) or to study, if not photosynthesis, at least the Hill reaction on the leaves of deficient adult coconuts ;

2. — the poor vegetative development, due to the difficult growing conditions in a glasshouse in a temperate zone and to uncontrollable mite attacks, may have masked the beneficial effect of renewed chlorine feeding.

However, this research was not without its use, as it enabled the photosynthetic parameters of coconut to be studied.

Like the oil palm, the coconut has all the characteristics of a little-evolved plant in C 3 : slow net photosynthesis, high compensation point for CO_2 , marked sensitivity of photosynthesis to the O_2 concentration, very high photorespiration, probably much greater than apparent photosynthesis.

The drop in photosynthetic activity observed for temperatures above 25 °C is interesting and worth confirming.